

*ÉTUDE DU COMPORTEMENT
ET DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE
DE SABELLIPHILUS SARSI CLAPARÈDE,
COPÉPODE PARASITE
DE SPIROGRAPHIS SPALLANZANI VIVIANI*

Par Y. CARTON

Si l'étude morphologique des Copépodes parasites a parfois rendu plus compréhensibles certains aspects des mécanismes d'adaptation d'un parasite à son hôte, une étude expérimentale quantitative, menée de façon aussi rigoureuse que possible, permet seule d'analyser ces processus d'adaptation et d'en proposer une explication satisfaisante.

J'ai choisi pour une telle expérimentation, *Sabelliphilus sarsi* Claparède Copépo de de la famille des Lichomolgidae, strictement inféodé à un Sabellidae (Polychètes sédentaires) : *Spirographis spallanzani* Viviani.

Dans un premier temps, j'ai réuni le maximum d'informations expérimentales susceptibles d'éclaircir les modalités du comportement de *S. sarsi* et du mode d'infestation de son hôte naturel. Les femelles ovigères de *S. sarsi* se fixent exclusivement sur la face dorsale des Spirographes ; cette préférence biologique ne se manifeste d'ailleurs que tardivement dans le cycle de l'espèce : en effet, les stades naupliens et les tout premiers stades copépodites de *S. sarsi* sont planctoniques (le développement des autres stades copépodites se fait sur le panache pseudo-branchial de l'hôte), la migration sur le corps du Spirographe ne survient qu'après la fécondation des copépodites femelles V.

Dans un deuxième temps, j'ai analysé le comportement de *Sabelliphilus sarsi*, lorsque le Copépo de (là encore, le matériel expérimental a consisté en femelles adultes) est mis en présence à la fois de son hôte naturel et d'un autre Sabellien : *Sabella pavanina* Savigny, qui est, morphologiquement et biologiquement un très proche parent de *S. spallanzani*, qui vit sympathiquement avec cette espèce dans une vaste portion de son aire d'extension (en particulier à Roscoff où les deux formes se rencontrent aux mêmes niveaux), mais qui reste toujours, dans les conditions naturelles, exempt de *S. sarsi*. Une comparaison du comportement du parasite envers ces deux hôtes, l'un naturel, l'autre seulement expérimental, devrait en effet permettre de faire ressortir au mieux les critères impératifs qui dirigent la stricte spécificité naturelle de *S. sarsi*.

Réalisation pratique de l'expérimentation.

Il semble inutile d'insister ici sur la réalisation pratique de ces expériences, au cours desquelles des précautions continuelles ont été prises pour éliminer l'influence éventuelle de toute une série de facteurs extérieurs (élévation de température, gradient de luminosité, inégalité des courants d'eau...).

L'expérimentation a été facilitée par le fait que les Sabelliens, retirés de leur tube protecteur et placés dans des tubes de verre, vivent parfaitement ; il a donc été possible de faire à tout moment un décompte précis des parasites attachés à leur face dorsale.

Pour les expériences de « réussite de fixation », l'appareillage consiste en un cristalliseur dont la paroi latérale est percée d'un orifice. Par l'intermédiaire d'un bouchon venant s'ajuster à ce dernier, le tube contenant le Sabellien est fixé au cristalliseur dans lequel seul le panache vient s'épanouir. On dépose les parasites en un point précis du cristalliseur (diamétralement opposé au panache) ; leur décompte est fait 24 heures après. Dans les expériences de « choix », le système expérimental utilisé est basé sur le principe du tube en Y de Davenport ; deux courants d'eau ayant des vitesses d'écoulement identiques (chacun d'eux ayant baigné la partie du corps du Sabellien à tester) se rencontrent au point de jonction avec la troisième branche par laquelle migrent les Copépodes testés (rhéotropisme positif). Ces derniers choisissent donc entre les deux branches, attirés ou non par l'eau ayant baigné soit le Sabellien entier, soit le panache ou le corps de ce Sabellien.

Exploitation statistique des résultats.

Chaque expérience a été répétée un certain nombre de fois, les résultats globaux donnés ci-dessous représentant la somme de ces résultats partiels. Par la forme alternative du caractère (fixation ou non fixation, corps avec ou sans panache, choix d'une branche ou de l'autre du tube en Y), par l'invariance de la population (non-exhaustivité de la population) on peut dire que la variable x (variable discontinue représentant le nombre de Copépodes ayant opté pour l'une des deux alternatives) suit la loi binomiale. On va donc rechercher entre quelles valeurs la variable x se place, dans l'hypothèse suivante : répartition égale de x , c'est-à-dire $p = 0,50$ et $q = 1 - p = 0,50$. Dans le cas d'un choix significatif, x prendra des valeurs extérieures à cet intervalle de confiance.

Pour les expériences portant sur un choix, il est également possible de connaître les bornes exactes entre lesquelles varierait la proportion P d'individus choisissant l'une des deux alternatives proposées dans le cas d'une population infinie de Copépodes testés (ce qui ne peut être réalisé en pratique). Ces bornes sont les racines de l'équation :

$$P^2 (\chi^2 + n) - P (\chi^2 + 2x) + \frac{x^2}{n} = 0$$

$$\left(\text{développement de : } \chi^2 = \frac{(F_0 - F_t)^2}{F_t} \right)$$

On choisit comme valeur du χ^2 la valeur seuil 3,841 pour la probabilité 0,05 et un degré de liberté (n représentant le nombre de Copépodes testés).

Ces deux valeurs limites sont le meilleur reflet quantitatif du pouvoir d'attraction A des hôtes testés. Il devient ainsi possible de comparer les résultats expérimentaux et d'en tirer, avec le maximum de sécurité, les enseignements.

I. MÉCANISME D'INFESTATION ET COMPORTEMENT
DE *Sabelliphilus sarsi* SUR SON HÔTE NATUREL.

1° Rôle du panache pseudo-branchial.

L'infestation du Spirographe se fait toujours par l'intermédiaire du panache. Il est donc intéressant de savoir quel rôle exact (mécanique, biochimique) joue ce dernier qui constitue un véritable piège pour les Copépodes.

a) *Définition du « pouvoir de réussite de fixation »*. — J'entends par « pouvoir de réussite de fixation », le pourcentage de Copépodes qui se fixent sur le Spirographe par rapport aux Copépodes déposés, dans les conditions expérimentales ; ce résultat sert évidemment de référence pour la suite de l'expérimentation.

Pour 100 Copépodes déposés, 62 Copépodes se sont fixés ; le pouvoir de réussite de fixation est donc de 0,62.

b) *Rôle du panache pseudo-branchial*. — L'expérimentation a été faite en sectionnant au préalable le panache des Spirographes, 100 Copépodes ayant été mis en expérience.

— nombre de Copépodes fixés sur corps avec panache : 62 (résultat précédent)

— nombre de Copépodes fixés sur corps sans panache : 18

(intervalle de confiance : 31 à 49 pour une Prob. = 0,9443) ; la différence est significative.

Cette attraction du panache peut être imputée à deux facteurs : l'un mécanique, l'autre biochimique. Ce rôle mécanique se conçoit aisément, le panache couvrant une grande surface et jouant ainsi le rôle de piège. Le pouvoir d'attraction biochimique proviendrait, s'il existe, de l'émission par le panache de substances chimiques, attractives pour les parasites.

Dans cette expérience, ces deux facteurs sont étroitement liés. Le pouvoir global d'attraction s'élève à : $0,66 < A_g < 0,88$.

c) *Rôle biochimique du panache (panache isolé)*. — L'expérimentation a été réalisée avec le tube en Y, en plaçant d'un côté les panaches pseudo-branchiaux, qui résistent très bien à cet isolement et, de l'autre côté, de l'eau de mer pure. Cette expérience a été réalisée un certain nombre de fois en intervertissant les positions. A aucun moment les parasites n'entrent en contact direct avec les panaches.

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau ayant baigné le panache : 60

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau pure : 27

(intervalle de confiance : 33 à 54 pour une Prob. = 0,9500) ; la différence entre les résultats est significative. Le panache libère donc bien dans l'eau ambiante des substances attractives pour le Copépode. Ceci met clairement en évidence la présence d'une attraction chimique exercée par le panache, cette dernière précédant le rôle mécanique de « piègeage ».

Le pouvoir d'attraction biochimique A_p s'élève à : $0,58 < A_p < 0,77$. En comparant ce résultat au précédent A_g (où les deux facteurs mécanique et biochimique étaient liés), on voit donc que le rôle mécanique du panache entre en fait pour une très faible part dans ce mode d'infestation ; le hasard ne peut donc être raisonnablement invoqué.

2° Rôle du corps (dépourvu de panache).

Le corps du Spirographe représente le support définitif où s'établissent les parasites. Ces derniers, du moins les femelles, restent toujours à l'endroit précis de leur fixation première, s'ancrant jusqu'à creuser une légère dépression tégumentaire. Or, on remarque dans les expériences, de même que dans la nature, que seule la face dorsale du ver est infestée.

a) *La face dorsale, zone préférentielle de fixation*. — Les résultats expérimentaux suivant sont été obtenus :

— Nombre de Copépodes fixés sur la face dorsale : 54

— Nombre de Copépodes fixés sur la face ventrale : 8

(intervalle de confiance : 24 à 38 pour une Prob. = 0,9444) ; la différence est très nettement significative. Les plaques tégumentaires de la face ventrale ne représentent pas, pour *Sabelliphilus sarsi*, un terrain favorable à leur fixation et à leur nutrition. D'ailleurs, les quelques individus dénombrés du côté ventral séjournent guère et migrent au bout de très peu de temps sur l'autre face, ou sont entraînés à l'extérieur par le courant d'eau, faute d'une fixation efficace.

b) *Rôle biochimique du corps*. — (Expériences basées sur le principe du tube en Y).

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau ayant baigné le corps : 91

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau purc : 55

(intervalle de confiance : 61 à 85 pour une Prob. = 0,9500) ; la différence est significative. Le corps libère donc, lui aussi, des substances diffusées à l'extérieur (rôle du sillon copragogue) et actives sur le parasite. Ces substances viennent s'ajouter à celles du panache.

Le pouvoir d'attraction du corps sans panache A_c s'élève à :

$$0,54 < A_c < 0,70.$$

3° Etude de la migration dans le sens panache → corps.

Il était intéressant de rechercher la cause de la migration qui fait que, dès leur fécondation, les femelles de *S. sarsi* quittent le panache, pour venir se fixer sur la face dorsale. Quel est le mécanisme de cette migration ?

a) *Est-ce le résultat d'un phototropisme négatif ?* — Le corps du Spirographe est perpétuellement enfermé dans un tube protecteur où règne une obscurité totale. Aussi pour ce type d'expérimentation, les tubes de verre contenant les Sabelliens ont-ils été recouverts d'un manchon de papier noir.

— nombre de Copépodes fixés sur corps à la lumière : 26

— nombre de Copépodes fixés sur corps à l'obscurité : 36

(intervalle de confiance : 24 à 39 pour une Prob. = 0,9441) ; la différence n'est pas significative.

*Remarque : les résultats, inverses d'ailleurs, des mêmes expériences faites sur *Sabella pavonina* conduisent à la même conclusion :

— corps à la lumière : 24

— corps à l'obscurité : 15

(intervalle de confiance : 14 à 25 pour une Prob. = 0,9467).

Un phototropisme négatif ne peut donc pas être invoqué comme cause de la migration.

b) *Est-elle le résultat d'une attraction biochimique ?* — L'expérimentation consiste à proposer à un lot de Copépodes le choix entre un courant d'eau ayant baigné le panache et un courant d'eau ayant baigné le corps (système d'expérimentation basé sur le principe du tube en Y).

— nombre de Copépodes allant vers le courant ayant baigné le corps : 44

— nombre de Copépodes allant vers le courant ayant baigné le panache : 43

(intervalle de confiance : 33 à 54 pour une Prob. = 0,9500). Il n'existe donc pas de gradient d'attraction ni biochimique, ni phototropique, dans le sens panache → corps. Cette conclusion était d'ailleurs prévisible, en fonction des pouvoirs d'attraction respectifs du corps et du panache (voir précédemment). Il faut plutôt rechercher la cause de cette migration dans la structure même du Ver. *Sabelliphilus sarsi*, lorsqu'il est

fixé sur un filament du panache, est toujours orienté avec le céphalothorax dirigé vers la base de ce filament (comme cela a été signalé par Dotto, 1960, pour *Sabelliphilus elongatus* M. Sars). Cette orientation permet ainsi au parasite de se maintenir en place lorsque le panache pseudo-branchial rentre brutalement dans le tube. De plus, tout déplacement sur ce filament ne peut être qu'unidirectionnel ; il amène donc le parasite dans la région thoracique de l'hôte, le Copépode trouvant alors le terrain idéal pour sa fixation définitive.

II. ÉTUDE DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE STRICTE DE *Sabelliphilus sarsi*.

1° Reconnaissance et choix de l'hôte naturel.

On a vu précédemment que le panache seul, ainsi que le corps seul, libéraient dans l'eau ambiante une ou plusieurs substances attractives pour le parasite. L'expérimentation suivante (principe du tube en Y) porte sur l'attraction exercée par le Spirographe entier (corps + panache).

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau ayant baigné

S. spallanzani : 137

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau pure : 30

(intervalle de confiance 70 à 97 pour une Prob. = 0,9500) ; la différence est significative. Il était aisé de prévoir ce résultat, à la lumière des précédents. L'hôte, dans son entier, est donc responsable, par des sécrétions externes, de cette attraction. Il faut maintenant comparer les pouvoirs d'attraction respectifs qui s'élèvent à :

pour le Spirographe complet.. $0,73 < A_e < 0,88$

pour le panache..... $0,58 < A_p < 0,77$

pour le corps..... $0,54 < A_c < 0,70$

Si l'on suppose que les substances émises par le panache et par le corps sont les mêmes, n'y a-t-il qu'un effet de dose, le pouvoir d'attraction étant simplement fonction des quantités de substances produites ? Au contraire, dans l'hypothèse de deux groupes différents de substances, l'existence d'un tel couple ne crée-t-il pas une attraction biologiquement plus active vis-à-vis des Copépodes ? Une comparaison des pouvoirs d'attraction semble conférer plus de vraisemblance à la première hypothèse. On conçoit d'ailleurs que le parasite atteigne rapidement un état de sensibilisation maximum. Cependant, seule une expérimentation plus poussée ainsi qu'une étude statistique approfondie permettra de savoir si les rôles respectifs du panache et du corps sont complémentaires ou simplement additifs.

2° **Mise en évidence d'un choix préférentiel.**

J'ai proposé aux Copépodes un choix compétitif entre *Spirographis spallanzani* et l'autre Sabellien : *Sabella pavonina*. Il serait en effet intéressant de savoir pourquoi, dans la nature, *Sabella* n'est jamais parasité par *S. sarsi*. Ce parasite n'y trouve-t-il pas un terrain favorable pour sa fixation ? Dans cette hypothèse, il devrait se produire dans la nature des essais d'infestation (qui avorteraient par la suite), ce qui n'a jamais été observé. *Sabelliphilus sarsi* est-il déjà trop évolué, c'est-à-dire trop « conditionné » à son hôte naturel, ce qui expliquerait son choix instinctif et spécifique ? Dans cette seconde interprétation d'une spécificité stricte, le terrain représenté par l'hôte est-il seul en cause ou, au contraire, doit-on faire prévaloir un choix à distance dirigé par ce conditionnement très poussé et très spécifique du parasite à certaines substances ?

a) *Étude du choix à « distance » dû à l'attraction biochimique.* — L'expérimentation a été faite avec l'appareillage du tube en Y, les parasites testés n'entrant à aucun moment en contact avec l'hôte.

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau ayant baigné *S. spallanzani* : 113

— nombre de Copépodes allant vers le courant d'eau ayant baigné *S. pavonina* : 40

(intervalle de confiance : 63 à 90 pour une Prob. = 0,9500) ; la différence significative entre les deux résultats prouve donc que la reconnaissance de l'hôte se fait bien à distance, grâce à la présence des substances émises. Le pouvoir d'attraction, purement biochimique s'élève à : $0,66 < A_{bc} < 0,80$; cette valeur est bien sûr relative puisqu'elle résulte d'une comparaison avec *Sabella pavonina*.

b) *Étude du choix par « contact » dû à la structure même du support.* — Le dispositif expérimental consiste en un cristalliseur dans lequel les panaches des deux Sabelliens viennent s'épanouir ; les Copépodes testés sont soumis à plusieurs influences : présence dans l'eau des substances secrétées (attraction biochimique) et structure propre des filaments branchiaux (attraction de contact).

— nombre de Copépodes se fixant sur *S. spallanzani* : 52

— nombre de Copépodes se fixant sur *S. pavonina* : 13

(intervalle de confiance : 22 à 43 pour une Prob. = 0,9408). Il y a donc bien là encore une attraction préférentielle. Le pouvoir d'attraction A_m s'élève à : $0,68 < A_m < 0,88$. Il ne diffère pas sensiblement du pouvoir d'attraction biochimique calculé précédemment. L'influence de la structure même du panache branchial est donc négligeable ; le choix, hautement préférentiel de *S. sarsi* pour *Spirographis spallanzani* est essentiellement dirigé par une sensibilisation très spécifique du Copépode aux substances émises par son hôte naturel.

3° L'infestation expérimentale de *Sabella pavonina* par *S. sarsi* est-elle viable ?

J'ai montré précédemment comment *Sabelliphilus sarsi* adulte « reconnaissait » son hôte naturel ; cette attraction biochimique hautement préférentielle n'est cependant pas absolue dans les conditions expérimentales. D'ailleurs, il se peut que les stades copépodites aient un seuil de sensibilité beaucoup plus faible que les femelles adultes. Mais on peut aussi se demander si la structure même du terrain d'élection définitif (face dorsale des Sabelliens) n'est pas la cause essentielle de cette « indifférence » quasi-totale envers *Sabella pavonina*.

C'est pourquoi j'ai suivi la durée de vie d'un certain nombre de *Sabelliphilus sarsi* en place, d'une part sur leur hôte naturel, d'autre part sur l'hôte expérimental (signalons en effet que tout parasite fixé sur le panache de *S. pavonina* migre rapidement sur la face dorsale du corps, exactement comme cela se passe sur *S. spallanzani*).

Tableau I.

LONGÉVITÉ (\dagger) ET TAUX DE SURVIE (\circ) DE *Sabelliphilus sarsi*
AU COURS DE 50 JOURS D'EXPÉRIMENTATION.

NOMBRE DE JOURS		1°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°
<u>SABELLA</u> <u>PAVONINA</u>	\dagger	29	25	21	13	10	9	9	5	4	2	2
	\circ	100	86,2	72,4	44,9	34,6	31,2	31,2	17,5	14,0	7,2	7,2
<u>SPIROGRAPHIS</u> <u>SPALLANZANII</u>	\dagger	49	44	41	39	37	33	31	29	29	28	28
	\circ	100	89,8	83,7	79,6	75,5	67,4	63,3	59,2	59,2	57,2	57,2

\dagger NOMBRE DE SABELLIPHILUS SARSI

\circ TAUX DE SURVIE EN %

Moyenne de longévité.

Il faut préciser que ces moyennes n'ont qu'une signification toute relative, étant donné que ni l'âge des Copépodes suivis dans les expériences, ni même la durée de vie moyenne de *S. sarsi* ne sont connus. Quant à la survie de chaque individu, elle a toujours été ramenée à la valeur écoulée entre la dernière observation du Copépode vivant et l'observation de sa

disparition : à un Copépode, vivant le 10^e jour, disparu le 15^e jour, était attribuée une durée de survie de 12,5 jours.

Les résultats suivant, dont le détail est donné dans le tableau I, ont été obtenus :

<i>Sabella pavonina</i>	23,18 jours
<i>Spirographis spallanzani</i>	39,48 jours

Le test de Student (calcul de la variable normale réduite $t = 3,92$ pour $n_1 = 29$, $n_2 = 49$) montre que la différence entre ces moyennes est haute-

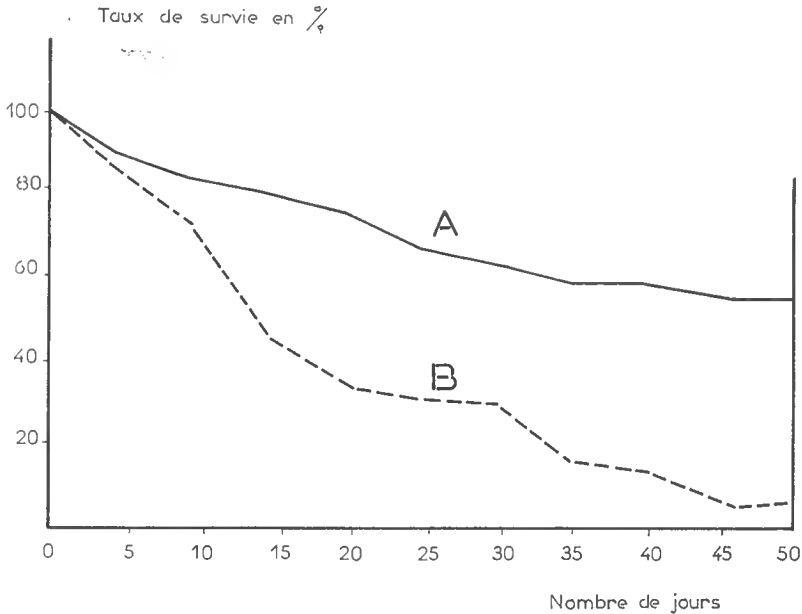


FIG. 1. — Variation du taux de survie de *Sabelliphilus sarsi* sur *Sabella pavonina* (courbe B) et sur *Spirographis spallanzani* (courbe A).

ment significative. Il semble donc bien établi que *Sabelliphilus sarsi* est nettement mieux adapté à vivre sur son hôte naturel que sur *Sabella pavonina*.

Courbes de longévité relative.

De plus, l'examen des courbes de survie (figure 1), construites en portant en abscisse le temps écoulé depuis le début de l'expérience et, en ordonnée, le nombre de Copépodes encore vivants lors des décomptes successifs, montre que la mortalité de *Sabelliphilus sarsi* sur *Sabella pavonina* est réellement différente de celle observée sur *Spirographis spallanzani* tout au long des 50 jours d'expérience. Le taux de mortalité,

fort dans les 15 premiers jours (55 %), reste toujours élevé. A aucun moment *Sabelliphilus sarsi* ne réussit donc à s'adapter à ce nouveau « terrain ».

CONCLUSIONS.

Dans cette étude qui reste préliminaire, plusieurs points du mécanisme d'infestation des Sabelliens par *Sabelliphilus sarsi* ont pu être éclaircis. Les modalités de la spécificité stricte de ce Copépoде sont complexes : comme dans tout problème biologique, plusieurs facteurs entrent en jeu simultanément et l'on ne peut déterminer exactement la part qui revient à chacun d'eux.

Mais l'existence d'une sensibilisation très poussée du parasite à certaines substances émises par l'hôte est maintenant établie de façon incontestable pour le groupe des Copépodes parasites et explique de façon satisfaisante une spécificité parasitaire rigoureuse : le parasitisme ne doit plus être considéré comme un phénomène « hésitant », c'est-à-dire se réalisant par des essais d'infestation sans orientation particulière et souvent infructueux, mais bien au contraire comme une phénomène réglé par des processus immuables et cohérents.

Il est bien évident que pour de nombreux Copépodes semi-parasites, la spécificité parasitaire est moins rigoureuse et que des représentants plus ou moins nombreux d'un même groupe zoologique peuvent constituer des hôtes favorables ; une telle spécificité de groupe n'en semble pas moins obéir à un déterminisme biochimique précis, les substances actives devant alors être communes au groupe d'hôtes considéré. L'adoption par un parasite d'un hôte exclusif, corrélatrice d'une spécialisation chimique poussée à l'extrême, apparaît ainsi comme un phénomène évolutif revêtant une importance particulière.

A cet égard, le genre *Sabelliphilus* est particulièrement remarquable en ce sens que l'espèce *elongatus* que, pour des raisons morphologiques et biologiques, Bocquet et Stock (1964) considèrent comme plus proche d'un ancêtre commun que *sarsi*, vit toute sa vie en ecto-parasite aussi bien sur le panache pseudo-branchial de *Sabella pavonina* que sur celui de *Spirographis spallanzani*. Une analyse expérimentale plus poussée du comportement des deux espèces connues de *Sabelliphilus* permettra sans aucun doute de comprendre le passage de la spécificité de groupe à une infestation rigoureusement spécifique et de soumettre à une vérification aussi objective que possible la reconstitution phylogénétique du genre *Sabelliphilus* proposé par Bocquet et Stock.

Station Biologique, Roscoff (Nord-Finistère)
et Laboratoire de Génétique Évolutive,
Gif sur Yvette (S. et O).

BIBLIOGRAPHIE

- BOCQUET, C., 1953. — Modalités et mécanismes de la spécialisation chez deux Crustacés marins. *Bull. Soc. Zool. France*, **78**, pp. 276-286.
- BOCQUET, C. et STOCK, J. H., 1963. — Some recent trends in work on parasitic copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **1**, pp. 289-300.
- — 1964. — Copépodes parasites d'Invertébrés des côtes de France. XVII, le genre *Sabelliphilus* M. Sars 1863 (Copépodes Cyclopoïdes famille des Lichomolgidae). *Proc. Kon. Ned. akad. Wet. Amsterdam*, (C) **67** (3), pp. 157-181.
- CARTON, Y., 1964. — Spécificité relative à l'intérieur de l'espèce *Stellicola clausi* (Rosoll), Copépode Cyclopoïde parasite de deux Stellerides *Marthasterias glacialis* (Linné) et *Asterina gibbosa* (Penn.). *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **103** n° 1, pp. 13-19.
- — 1963. — Étude de la spécificité parasitaire chez *Lichomolgus actiniae* D. V. (Copépode Cyclopoïde). *C. R. Acad. Sc., Paris*, **256**, pp. 1148-1150.
- — 1966. — Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi*, parasite de *Spirographis spallanzani*; intérêt de son étude dans la taxonomie de divers Sabellidae. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **107**, n° 2.
- DAVENPORT, D., 1950. — Studies in the physiology of commensalism. I, the Polynoid genus *Arctonoë*. *Biological Bulletin*, **98**, n° 2, pp. 81-93.
- GOTTO, R. V., 1960. — Observations on the orientation and feeding of the Copepod *Sabelliphilus elongatus* M. Sars on its fan worm host. *Proc. Zool. Soc. London.*, **133**, Part. 4, pp. 619-628.